

## ハイマツ *Pinus pumila* (Pallas) Regel の葉の解剖学的性質の地理的変異

佐藤 卓

富山県立雄峰高等学校

〒930 富山市赤江町1-45

Geographic variation of anatomical feature of needle  
in *Pinus pumila* (Pallas) Regel.

Takashi SATO

Toyama prefectual Yuho High School

Akae-cho 1-45, Toyama-shi, Toyama-pref. 930 Japan.

Geographic variation of anatomical feature of needle in *Pinus pumila* (Pallas) Regel was studied. Significant differences among Siberia, Hokkaido and Honshu areas were distinguished in the combination of three traits, (1) number of serrations in the central 5mm of the needle (NSE), (2) number of resin ducts (NR), (3) ratio (RR) between diameter of resin duct (DR) and length of lateral face of needle (NL). The needle of Siberia type was characterised with no serrations on the center of needle, 2-4 larger size resin ducts, and longer distance between abaxial resin ducts. Hokkaido type with many serrations (1-4/5mm), 2-4 smaller size resin ducts, and longer distance between abaxial resin ducts. Honshu type with many serrations (1-4/5mm), 0-2 smaller size resin ducts, and shorter distance between abaxial resin ducts.

Pallas (1784) は、シベリア産の匍匐性ゴヨウマツ類に対して、欧州ハイマツの変種 (*Pinus cembra* L. var. *pumila* Pallas) を発表した (Bobrov et al., 1968)。Pallas の記載文は、欧州ハイマツとの区別点を中心に記載されており、具体的な大きさや形についての記述がない。その後、Regel (1858) によって、独立種 (*P. pumila* (Pallas) Regel) に組み替えられたが、組み替え理由等は記載されていない。日本のハイマツが *P. pumila* にあたることを発表したのは Mayr (1890) と考えられる。

針葉樹の葉の解剖学的な性質は系統を反映する重要な形質として扱われている (Koehne 1893, Doi & Morikawa 1929)。また、Piedra (1983) らは、マツ属の葉の解剖学的性質が地理的変異を示す形質であることを示している。

日本産のハイマツを比較検討した石井 (1938) は、葉の解剖学的性質 (葉形タイプの出現頻度) において、本州産ハイマツと北海道産ハイマツが異なっていることを指摘し、Pallas (1978) と Hultén (1927) の記載文との比較により、本州産ハイマツとシベリア産

ハイマツが類似していることを指摘した。そして、岩田・草下(1954)は北海道産のハイマツに、*P. pumila* var. *ezoalpina* Ishii et Kusaka を用いることを提案した。

Sato (1993) はシベリアの中央部バイカル湖近くで採取された材料と、北海道 (アトサヌプリ, 雌阿寒岳), 及び本州 (立山, 白山) の葉の解剖学的性質の比較を行い、シベリア産ハイマツが北海道産ハイマツに類似していることを指摘した。

今回は、石井(1938)と Sato (1993) が観察しなかった形質も含めて、葉の解剖学的性質の地理的な変異の解析を試みた。

この研究を実施するにあたり、環境庁より材料の採取許可を頂い

た。また、富山大学小島寛教授、金沢大学清水建美教授、イルクーツク大学 Ivanova 博士、小路登一氏、等々力政彦氏、浅見和弘氏には材料の提供を頂いた。富山市科学文化センター学芸員太田道人氏には所蔵標本からの材料採取の便宜を頂いた。バイカル湖周辺の材料採取には、日本 BICER 協議会及びイルクーツク湖沼学研究所より多大な援助を受けた。ここに深く感謝の意を表する。また、この研究は平成 5 年度科学研究費補助金(奨励研究(B) 課題番号05917010)の一部を用いた。

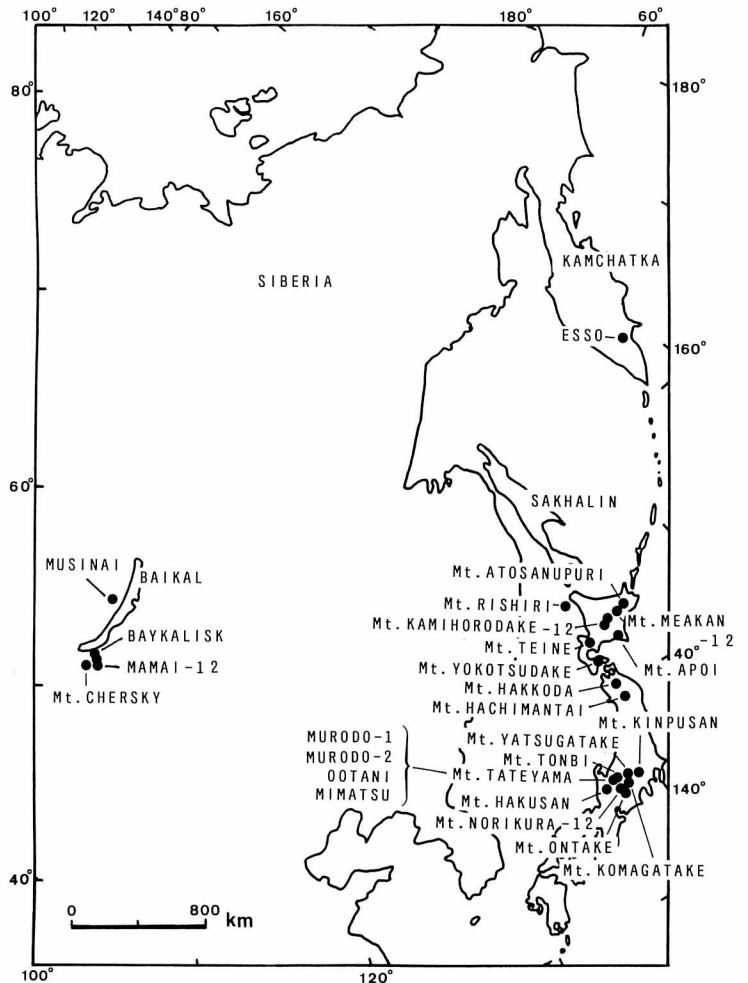


Fig.1 Location map of the populations examined in this study.

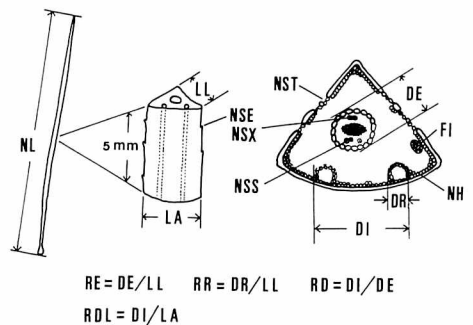


Fig.2 Characters observed in this study. Each character is explained in Table 2.

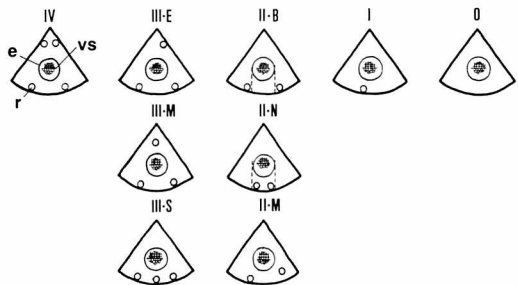


Fig.3 Needle types observed in Siberia, Hokkaido and Honshu areas. Classification of it was followed Sato (1993). r: resin duct, e: endodermis, vs: vascular bundle

Table 1. Frequency of needle type in each population and each area.

Population	Latitude (°)	Altitude (m)	Needle type*									
			IV	III-E	III-M	III-S	II-B	II-N	II-M	I	O	N**
Musinai	55	1000					100					50
Esso	54	600	2	20			40	5		33		60
Mt. Chersky	53	2000					98			2		50
Mamai	53	900	1	13			86					85
Mamai	53	710		15			85					55
Baykalisk	53	460	2	28			71					65
Mt. Rishiri	45	1500		30	50		20					50
Atosanupuri	44	190		30	68		2					50
Mt. Meakan	43	960	2	30	18		42	6		2		50
Mt. Meakan	43	720		26	20		54					50
Mt. Kamihoro	43	1880		12	12		74	2				50
Mt. Kamihoro	43	1260	10	62	12		16					50
Mt. Teine	43	1010		33	7		60					60
Mt. Apoi	42	600		20	22		58					50
Mt. Yokotsudake	42	1090		6	18		72					50
Mt. Hakkoda	41	1200						10		90		50
Mt. Hachimantai	40	1022					2	10		88		50
Mt. Komagatake	40	2600						60	22	18		50
Mt. Tonbi	37	2600					12	52		36		50
Murodo-A	37	2450					6	60		35		52
Murodo-B	37	2400					30	30		40		80
Ootani	37	2310					7	23		70		70
Mimatu	37	2080				1	4	48		47		75
Mt. Hakusan	36	2300					17	32		52		60
Mt. Norikura	36	2610					6	38		52	4	50
Mt. Norikura	36	2410					6	14		78	2	50
Mt. Yatsugatake	36	2450								100		70
Mt. Ontake	36	3090								96	4	50
Mt. Kinpu	36	2470								98	2	50
Area		SIBERIA	1	13			80	1		6		
		HOKKAIDO	1	28	25		44	1				
		HONSHU					6	27	2	64	1	

\*\*See Fig. 3.

\*N: Number of needles examined.

調査地点及び方法

ハイマツの分布は Mirov (1967) と Critchfield and Little (1966) によると、東西にはカムチャツカ半島からバイカル湖周辺まで

のシベリア東部、南北にはヤクーツク周辺から沿海地方を経て、日本の南アルプスまでとされている。

シベリア産の標本は、バイカル湖周辺の 5

Table 2. Sampling sites, sample sizes and mean values of needle characters in each population.

Population	Latitude (°)	Altitude (m)	Sample (N)	Needle character																
				LL	LA	DE	DR	DL	NL	RE	RR	RD	RDL	NST	NSE	FI	NH	NSX	NSS	NR
Musinaï	55	1000	20	805	922	280	177	566	71	0.35	0.22	2.03	0.30	3.0	0.1	0.0	1.4	0.0	0.0	2.0
Esso	54	600	12	865	1051	322	171	531	63	0.37	0.20	1.64	0.51	3.7	0.6	0.1	1.5	0.0	0.0	1.9
Mt. Chersky	53	2000	19	712	765	252	141	417	21	0.36	0.20	1.57	0.33	2.9	0.1	0.0	1.3	0.0	0.0	1.9
Mamaï	53	900	30	732	898	320	146	506	65	0.44	0.20	1.59	0.56	2.8	0.0	0.0	1.3	0.0	0.0	2.3
Mamaï	53	710	22	806	948	327	160	530	59	0.41	0.20	1.63	0.35	3.6	0.0	0.0	1.5	0.0	0.0	2.1
Baykalisk	53	460	26	803	984	382	176	595	83	0.48	0.22	1.56	0.39	3.0	0.7	0.0	1.6	0.0	0.0	2.3
Mt. Rishiri	45	1500	11	819	980	296	145	478	59	0.36	0.18	1.61	0.49	4.5	2.6	0.0	1.5	0.0	0.0	2.7
Atosanupuri	44	190	15	803	1012	333	138	534	101	0.42	0.17	1.61	0.53	3.6	3.1	0.0	1.1	0.0	0.0	2.9
Mt. Meakan	43	960	12	816	1003	341	134	497	68	0.42	0.16	1.45	0.49	3.8	3.7	0.1	1.2	0.0	0.0	2.7
Mt. Meakan	43	720	10	703	895	299	108	391	85	0.43	0.15	1.30	0.44	3.8	1.7	0.0	1.1	0.0	0.0	2.3
Mt. Kamihoro	43	1880	10	791	961	297	128	442	47	0.37	0.16	1.51	0.46	4.1	2.6	0.0	1.5	0.0	0.0	2.3
Mt. Kamihoro	43	1260	11	769	981	311	166	492	65	0.41	0.22	1.57	0.50	3.7	1.6	0.0	1.1	0.0	0.0	3.2
Mt. Teine	43	1010	11	688	844	247	109	422	62	0.36	0.16	1.72	0.50	4.1	2.3	0.0	1.1	0.0	0.0	2.4
Mt. Apoi	42	600	10	912	1103	328	141	465	75	0.36	0.15	1.43	0.42	4.4	3.0	0.0	1.8	0.0	0.0	2.4
Mt. Yokotsudake	42	1090	10	737	891	283	128	467	58	0.38	0.17	1.65	0.52	4.8	2.1	0.0	1.3	0.0	0.0	2.3
Mt. Hakoda	41	1200	10	870	1025	249	112	347	76	0.29	0.13	1.16	0.31	4.1	2.7	0.0	1.5	0.0	0.0	1.2
Mt. Hachimantai	40	1022	10	827	967	282	128	285	49	0.34	0.16	1.09	0.29	4.9	3.1	0.0	1.1	0.0	0.0	1.1
Mt. Komagatake	40	2600	10	780	936	300	105	352	48	0.39	0.14	1.14	0.37	4.5	3.0	0.0	1.9	0.0	0.0	1.8
Mt. Tonbi	37	2600	20	903	1085	343	126	455	52	0.38	0.14	1.24	0.40	5.1	2.0	0.0	1.5	0.0	0.0	1.8
Murodo-A	37	2450	22	758	904	289	109	362	43	0.38	0.14	1.18	0.37	4.5	1.6	0.0	1.9	0.0	0.0	1.6
Murodo-B	37	2400	30	729	881	302	99	355	48	0.42	0.14	1.17	0.39	5.0	2.0	0.0	2.7	0.0	0.0	1.8
Ootani	37	2310	20	751	897	286	108	361	45	0.38	0.14	1.15	0.37	4.3	1.7	0.2	1.6	0.0	0.1	1.5
Wimatu	37	2080	21	820	968	320	110	394	57	0.39	0.14	1.16	0.39	4.5	2.0	0.4	2.1	0.0	0.0	1.6
Mt. Hakusan	36	2300	14	740	878	273	106	308	44	0.37	0.14	1.09	0.34	4.2	3.6	0.0	1.5	0.0	0.0	1.5
Mt. Norikura	36	2610	10	788	924	307	101	351	54	0.39	0.13	1.11	0.36	4.4	1.7	0.0	1.8	0.0	0.0	1.3
Mt. Norikura	36	2410	10	713	828	269	105	356	39	0.38	0.15	1.26	0.39	3.4	2.7	0.0	1.4	0.0	0.0	1.3
Mt. Yatsugatake	36	2450	30	649	752	234	99	294	33	0.36	0.15	1.08	0.35	3.4	2.3	0.0	1.5	0.0	0.0	1.0
Mt. Ontake	36	3090	11	699	837	264	105		36	0.38	0.15			3.7	1.5	0.0	1.6	0.0	0.0	1.0
Mt. Kinpu	36	2470	10	695	819	265	116		37	0.38	0.17			3.9	1.1	0.0	1.9	0.0	0.0	1.0
SIBERIA				787	928	314	162	524	60	0.40	0.21	1.67	0.41	3.2	0.2	0.0	1.4	0.0	0.0	2.1
N=	6	STD		51	88	41	14	56	19	0.05	0.01	0.16	0.10	0.3	0.3	0.0	0.1	0.0	0.0	0.2
				42	72	33	11	46	16	0.04	0.01	0.13	0.08	0.3	0.2	0.0	0.1	0.0	0.0	0.1
HOKKAIDO				782	963	304	133	465	69	0.39	0.17	1.54	0.48	4.1	2.5	0.0	1.3	0.0	0.0	2.6
N=	9	STD		64	73	27	17	40	15	0.03	0.02	0.12	0.03	0.4	0.6	0.0	0.3	0.0	0.0	0.3
				43	49	18	11	27	10	0.02	0.01	0.08	0.02	0.3	0.4	0.0	0.2	0.0	0.0	0.2
HONSHU				766	907	285	109	352	47	0.37	0.14	1.15	0.36	4.3	2.2	0.0	1.7	0.0	0.0	1.4
N=	14	STD		68	84	28	9	43	10	0.03	0.01	0.05	0.03	0.5	0.7	0.1	0.4	0.0	0.0	0.3
				36	45	15	5	23	6	0.02	0.01	0.03	0.02	0.3	0.4	0.1	0.2	0.0	0.0	0.2

LL: Length of lateral face (μm), LA: Length of abaxial face (μm), DE: Diameter of endodermis (μm), DR: Diameter of resin duct (μm).

LL:Length of lateral face ( $\mu\text{m}$ ), LA:Length of abaxial face ( $\mu\text{m}$ ), DE:Diameter of endodermis ( $\mu\text{m}$ ), DR:Diameter of resin duct( $\mu\text{m}$ ), DL:Distance between resin duct( $\mu\text{m}$ ), NL:Needle length (mm), RD:Ratio DE/LL, RR:Ratio DR/LL, RE:Ratio DL/DE, NST:Number of stomata on lateral face, NSE:Number of serration on lateral ridge in 5mm long of mid needle, FI:Frequency of ideoblast, NH:Number of cell layer of hypodermis, NR:Number of resin duct.

集団、及びカムチャツカ半島の1集団から採取した。北海道産の標本は利尻山から横津岳までの9集団、本州産の材料は八甲田山から御岳までの14集団から採取した(Fig.1)。八甲田山の材料は富山市科学文化センター所蔵の標本(進野久五郎氏及び長井真隆氏採集)を用いた。

材料は、1集団あたり10~20本の標本を別々の個体から採取した。所蔵標本の場合には、台紙に張り付けてある枝を1個体として扱った。

葉形タイプは、1個体当たり2~3本の針葉の中央横断面を観察し、Sato (1993) の分類に従い区別した。

各標本の1年生枝から病気感染や枯死部分のない1本の短枝を取りだし、短枝につく5本の針葉のうち1本を無作為に選び、針葉の長さ(NL)、及び針葉の中央部5mm区間に存在する鋸歯数(NSE)を測定した。

葉の解剖学的性質を調べるため、葉の中央部で横断切片を作成し、図2に示した各部位の長さとな数を測定した。

今回の解析に用いた葉の形質は図2に示した17形質と葉形タイプ(樹脂道の数と分布によってタイプ分け)である。

結果及び考察

ハイマツの資料から得られた葉形タイプは

9種類(図3)観察され、集団ごとの葉形タイプの出現頻度分布を表1に示した。

シベリアの集団では樹脂道数が1~4のものまで観察され、大きな多様性が認められた。しかし、樹脂道数1の葉形タイプIとII-Nの出現頻度は低く、本州の集団と異なっていた。また、北海道の集団はシベリア集団と同様に葉形タイプIとII-Nの出現頻度が低く、樹脂道が2個ある場合はII-Bタイプとなる点で、シベリア集団と共通しているが、III-Mタイプが出現する点はシベリアの集団とは異なることが明らかになった。本州集団はIとII-Nの2タイプが高い頻度で出現する点で共通していた。樹脂道が観察されない葉形タイプOは、本州の南端の集団(御岳、乗鞍岳、金峰山)に出現した。

調査した17形質の集団ごとの平均値と、シベリア、北海道、本州の3地域ごとの平均値を表2に示した。

調査集団をシベリア、北海道、本州の3地域にまとめて比較すると、樹脂道直径(DR)と樹脂道直径比(RR)は3地域間で有意差が認められ、共にシベリア集団が最も大きく、本州集団が最も小さな値を示した。樹脂道間距離(DL)、針葉長(NL)、内皮鞘直径比(RE)、下皮細胞層数(NH)、樹脂道数(NR)は、シベリアと北海道間に有意差が認められないが、両地域と本州間には有意差が認めら

Table 3. Relationships among needle characters. The value shows correlation coefficients.

Variable	Needle character*															
	LL	LA	DE	DR	DL	NL	RE	RR	RD	RDL	NST	NSE	FI	NH		
LA	0.941															
DE	0.583	0.699														
DR	0.435	0.438	0.513													
DL	0.347	0.435	0.636	0.865												
NL	0.456	0.633	0.567	0.436	0.436											
RE	-0.171	0.028	0.699	0.233	0.233	0.314										
RR	0.021	0.048	0.294	0.908	0.908	0.270	0.330									
RD	0.070	0.113	0.182	0.778	0.850	0.396	0.150	0.820								
RDL	-0.056	0.204	0.327	0.233	0.499	0.399	0.438	0.281	0.462							
NST	0.302	0.310	0.013	-0.477	-0.477	-0.133	-0.249	-0.674	-0.674	-0.674						
NSE	0.160	0.230	-0.085	-0.494	-0.494	0.087	-0.245	-0.631	-0.631	-0.631	0.545					
FI	0.173	0.141	0.183	-0.104	-0.104	-0.003	0.060	-0.195	-0.195	-0.195	0.150	0.028				
NH	0.058	-0.015	0.084	-0.344	-0.344	-0.300	0.054	-0.421	-0.421	-0.421	0.397	-0.016	0.257			
NR	0.231	0.416	0.527	0.586	0.586	0.614	0.439	0.549	0.549	0.549	-0.176	0.002	-0.087	-0.382		

\*:see Table 2.

**Table 4.** Relationships between environmental factors and needle characters. The values show correlation coefficients.

Needle character	Altitude (m)			Latitude (°)
	Siberia	Hokkaido	Honshu	
LL	-0.741	-0.113	-0.488	0.207
LA	-0.923 *	-0.239	-0.415	0.184
DE	-0.862 *	-0.382	0.180	0.326
DR	-0.699	0.128	-0.487	0.854 *
DL	-0.876 *	-0.253	0.399	0.775 *
NL	-0.907 *	-0.913 *	-0.614 *	0.382 *
RE	-0.583	-0.414	0.722 *	0.214
RR	-0.308	0.238	0.055	0.857 *
RD	-0.028	0.187	0.270	0.811 *
RDL	-0.359	-0.057	0.823 *	0.217
NST	-0.439	0.346	-0.247	-0.633 *
NSE	-0.546	-0.240	-0.491	-0.613 *
FI	-0.305	-0.047	-0.098	-0.145
NH	-0.804 *	0.259	0.326	-0.382 *
NR	-0.458	0.141	0.173	0.531 *

a: The values show correlation coefficients.

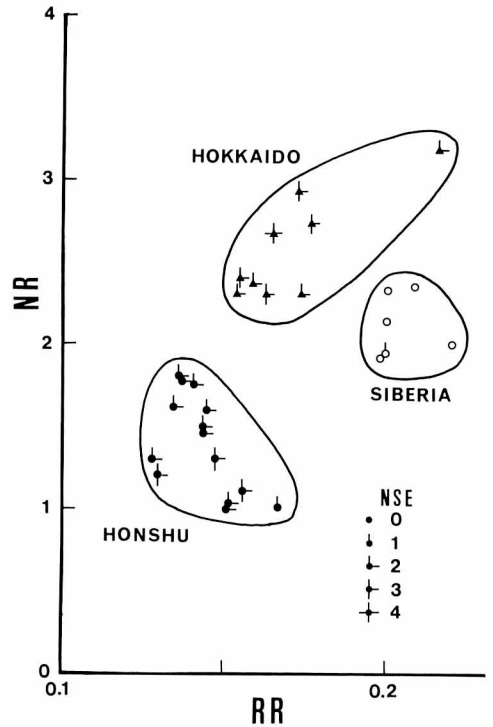
れた。シベリア・北海道地域の樹脂道間距離 (DL), 針葉長 (NL), 内皮鞘直径比 (RE) は本州地域に比べて、大きな値を示した。また, シベリア・北海道地域の下皮細胞層数 (NH) と樹脂道数 (NR) は本州地域に比べて小さな値を示した。

本州と北海道間に有意差が認められなかったが, 両地域とシベリア間に有意差が認められた形質は, 気孔数 (NST) と鋸歯数 (NSE) で, シベリア集団は本州と北海道集団に比べて小さな値を示した。

そこで, 樹脂道直径比 (RR), 樹脂道数 (NR), 鋸歯数 (NSE) の 3 形質を用いて, 調査集団の散布図を図 4 に示した。この結果はシベリア, 北海道, 本州の 3 地域のまとまりが見られ, 3 地域間に明らかな違いが認められた。

移入組織内の厚膜細胞 (NSX, NSS) は, 全ての調査集団で観察されなかった。異形細胞が観察された集団は, カムチャツカ半島のエッソ, 雌阿寒岳, 立山の太谷と美松の 4 集団だけで, バイカル湖周辺の集団からは観察されなかった。他の形質 (LL, LA, RD, RDL) は, 3 地域間で有意差が認められなかった。

針葉の形質間の関係を表 3 に示した。針葉の長さ (NL) と有意な相関を示したのは, 針



**Fig.4** Scatter diagram on the populations characterised with mean values on three traits. RR: Ratio DR/LL, NR: Numbr of resin ducts, NSE: Number of serrations on the central 5mm of the needle.

葉横断面の背軸側辺長 (LA) と内皮鞘直径 (DE), 樹脂道数 (NR) であった。また, 針葉横断面の側辺長 (LL) は, 背軸側辺長 (LA) と内皮鞘直径 (DE) との間に有意な相関が認められた。樹脂道直径 (DR) は内皮鞘直径 (DE), 及び樹脂道数 (NR) との間に有意な相関が認められた。これらの関係はいずれも正の相関であることから, 針葉が長くなると針葉と維管束を包む内皮鞘が太くなり, 樹脂道の数が増加し, かつ直径も大きくなる傾向があることが明らかになった。

針葉横断面の側辺に見られる気孔数 (NST), 及び針葉中央稜の鋸歯数 (NSE) は, 針葉横断面の側辺長と樹脂道直径の比

(RR)との間にはそれぞれ有意な負の相関が認められた。乾燥適応の形質と考えられる気孔や鋸歯の数が減少し、機械的傷害に対する適応形質と考えられる樹脂道直径比が増大するということは、冬季の乾燥と強風に対する適応と考えられる。

集団の位置する標高及び緯度と針葉各形質との関係を表4に示した。標高との関係については、ほぼ同緯度地域となるシベリア、北海道、本州の3地域ごとに相関係数を算出した。その結果、3地域共通して、針葉長(NL)と標高は負の相関が認められた。つまり、標高が高くなるにつれて針葉長が短くなる傾向があることを示す。この形質は緯度との相関が低いことから、気温の影響では無く地形的な影響を考える必要がある。針葉のサイズを示すLLとLAの値は、3地域共に標高が高くなるにつれて小さくなる傾向が見られた。緯度との関係を見ると、樹脂道直径比(RR)と樹脂道間距離比(RD)の間には正の相関が認められ、気孔数(NST)と鋸歯数(NSE)の間には負の相関が認められた。緯度の変化にともなう環境勾配に適応した結果と考えられ、それら形質の3地域間に有意差を生み出していると推定された。

Sato (1993) はハイマツの葉形タイプを比較し、北海道のハイマツはシベリアのものに近く、本州のものと異なることを発表した。しかし、調査集団を増やし、詳細な比較を行った今回の研究結果より、シベリアタイプ、北海道タイプ、本州タイプの3タイプに分けられることが示唆された。これらの3タイプに区別する形質は、生育地の緯度と相関が見られたので、理科年表(国立天文台編, 1993)の気象データと関連させて考察する。

シベリアタイプは針葉中央の鋸歯密度が小さく(ほとんど無い)、樹脂道の数が2~3個、背軸側の樹脂道間の距離が内皮鞘直径よりかなり大きく、樹脂道の直径が大きいタイ

プである。このタイプに見られる樹脂道の発達は、機械的な破壊に対する適応現象と考えられる。また、鋸歯数と気孔数が少ないのは、シベリアの乾燥した冬季の気候(低温少雨の亜寒帯気候、バイカル湖近くのイルクーツクの2月の平均降水量は8mm)に対する適応現象と推定された。

北海道タイプは針葉中央の鋸歯密度が長さ5mmあたり1~4個あり、樹脂道の数が2~3個、背軸側の樹脂道間の距離が内皮鞘直径より大きく、樹脂道の直径が小さいタイプである。このタイプに見られる樹脂道の発達状態は、シベリア産と本州産の中間と考えられる。これは北海道の気候がシベリアと本州高山との中間的な性質(冬季は低温だが月平均50mm以上の降水量がある)を持つことと関係していると推定された。

本州タイプは針葉中央の鋸歯密度が長さ5mmあたり1~4個あり、樹脂道の数が0~2個、背軸側の樹脂道間の距離が内皮鞘直径とほぼ同じで、樹脂道の直径が小さいタイプである。このタイプに見られる樹脂道の数と大きさはシベリアタイプと北海道タイプに比べて小さいことから、機械的な破壊が生じる機会が少ない環境(冬季の月平均降水量が100mmを越すので、積雪により保護される)に対する適応現象と考えられた。

#### 引用文献

- Bobrov, E.G. et al., 1968. Flora of the U.S.S.R. (Engl. Ed.) Vol.I: 129.
- Critchfield, W.B. and Little, Jr.E.L., 1966. Geographic distribution of the pine of the world.U.S.D.A.Forest Serv. Misc. Publ.991:1-97. Washington.
- Doi, T. and Morikawa, K., 1929. An anatomical study of leaves of the genus *Pinus*. J.Dep. Agr.Kyushu Imp. Univ. 2(6):149-198.

- Hultén, E., 1927. Flora of Kamchatka and the adjacent islands. 1:65-67.
- 石井盛次, 1938. 葉の構造より区別せられたるハヒマツの諸型と其の分布. 日林誌 20: 1—16.
- , 1941. ハヒマツ並びに北日本産五葉松類の諸型と其の分布 (IV). 日林誌 23: 47—55.
- 岩田利治・草下正夫, 1954. 邦産松柏類図説. pp.214. 産業図書, 東京.
- Koehne, E., 1893. Deutsche Dendrologie. pp.28-33. Stuttgart.
- 国立天文台編, 1993. 理科年表. 丸善, 東京.
- Mayr, E., 1890. Monogr. Abiet. Jap.p78.
- Mirov, N.T., 1967. The Genus *Pinus*. pp.235. New York.
- Pallas, P.S., 1984. Flora Rossica, I.3-5.
- Piedra, T.E., 1983. Geographic variation in needles, cones and seeds of *Pinus tecunumanii* in Guatemala. Silvae Genetica 33:72-79.
- Regel, 1858. Ind. Sem. Hort. Petrop.23.
- Sato, T., 1993. Leaf anatomy of siberian and japanese plants of *Pinus pumila* Regel. Ann. Rep. Bot. Gard. Kanazawa Univ.16:19-24.